UN APPAREIL DE PECHE A L'ELECTRICITE POUR LES EAUX DE FORTE CONDUCTIVITE (EAUX SAUMATRES ET MARINES) (1)

par

P. LAMARQUE (2)

RÉSUMÉ – L'appareil *«ALBATROS»* comprend un générateur de 3 kVA (56 kg) et un bloc générateur d'impulsions rectangulaires (70 kg) permettant de pêcher avec succès dans la zone intertidale. En 2 h de pêche il a été capturé une vingtaine d'espèces et 250 à 300 individus. Des observations ultérieures de poissons capturés ont montré que la mortalité immédiate et différée était négligeable.

INTRODUCTION

S'il est théoriquement possible de «pêcher» dans tous les biotopes avec n'importe quel type de courant électrique, il existe cependant une hiérarchie dans la qualité physiologique du type de courant pour l'obtention de l'efficacité maximale, celle-ci étant définie, rappelons-le, par la proportion des poissons capturés sur le stock (LAMARQUE, 1976)

C'est l'existence de cette hiérarchie qualitative qui a amené le Laboratoire de Méthodologie des Inventaires à étudier et à réaliser un certain nombre d'appareils produisant des courants particulièrement adaptés aux diverses conditions de l'environnement, dont le tableau 1 fait état.

On remarquera dans ce tableau plusieurs paramètres de terrain qui ont été pris en considération :
– le poids de l'appareillage; il faut que celui-ci reste manipulable par 2 hommes,
– la conductivité de l'eau, sa profondeur ainsi que sa température,
– enfin, la plus ou moins grande «sensibilité» des espèces au courant électrique.

---

(1) Cet article a fait l'objet d'une communication lors du 2e Congrès européen des Ichthyologistes (Paris, septembre 1076).

(2) INRA, Centre de Recherches Hydrobiologiques, Laboratoire Méthodologie des Inventaires, B.P. 79 - 64200 Biarritz.

Cybium 3e Série, 1977, 1 : 75-94.

TABLEAU 1.

γ : conductivité
ρ : résistivité
Vc : voltage de crête
V : voltage efficace

MARTIN-PECHEUR
Principale utilisation : **Rivières à truites**
Portable à dos, 10 kg batterie comprise
$\gamma < 500$ µS/cm ($\rho > 2000$ ohm.cm)
Profondeur < 1,5 m
Impulsions rectangulaires 400 Hz
Rapport cyclique réglable entre 10 et 50 %, 100 W; 150, 200 et 300 Vc

TITAN KOMBI
Générateur mono et triphasé
3 kVA, 2220-380 V
56 kg
Secteur

HERON
Principale utilisation : **Eaux douces**
30 kg, 3 kVA

↓ Courant triphasé redressé double alternance(continu)
$\gamma < 300$ µS/cm
$\rho > 3300$ ohm.cm)
Temp. : < 25°C
5 voltages entre 300 et 700 Vc

↓ Courant triphasé redressé mono-alternance (ondulé)
$300 < \gamma < 1000$ µS/cm
($1000 < \rho < 3300$ ohm.cm)
Temp. : > 25°C
5 voltages entre 170 et 400 Vc

CORMORAN
Principale utilisation : **Eaux saumâtres**
26 kg, 1 kVA
Peut être alimenté par un générateur monophasé de 1 kVA, 220 V.
$\gamma < 10\,000$ µS/cm ($\rho < 100$ ohm.cm)
Impulsions rectangulaires 100 Hz-400 Hz

Rapport cyclique réglable entre 10 et 50 % - 5 voltages entre 100 et 400 Vc

↓ 400 Hz
Température < 25°C
Profondeur < 1,5 m
Espèces sensibles au courant électrique

↓ 100 Hz
Température > 25°C
Profondeur > 1,5 m
Espèces peu sensibles au courant électrique
Chalutage quand $\gamma < 3000$ µS/cm ($\rho > 330$ ohm.cm)

ALBATROS
Principale utilisation : **Eau de mer**
70 kg, 3 kVA
Toutes salinités
Impulsions rectangulaires 100 Hz-400 Hz

Rapport cyclique réglable entre 4 et 50 %
5 voltages entre 50 et 220 Vc

↓ 400 Hz
Température < 25°C
Profondeur < 1,5 m
Espèces sensibles au courant électrique

↓ 100 Hz
Température > 25°C
Profondeur > 1,5 m
Espèces peu sensibles au courant électrique
Chalutage (non encore essayé en mer)

Les limites de conductivité sont fournies pour :
– épuisette électrifiée : anode tubulaire de 60 cm de diamètre (ϕ du tube : 2 cm); cathode en toile métallique galvanisée pour la mer, ou en toile de laiton dans les autres cas, de 1,5 m^2 de superficie;
– chalut électrifié de 2,5 m de large et 1,30 m de haut : anode tubulaire flexible entourant l'embouchure (ϕ du tube : 1,5 cm); cathode comme précédemment.

C'est en tenant compte de ces paramètres que « *l'ALBATROS* », étudié et réalisé par Cl. GOSSET, a été conçu pour permettre la pêche à l'électricité sur le littoral maritime comme on la pratique en eau douce.

CARACTERISTIQUES TECHNIQUES

L'alimentation de *l'ALBATROS* est assuré par un groupe électrogène triphasé 220-380 V, 3 kVA, d'un poids de 56 kg. Le courant de l'alternateur est redressé, filtré et transformé en impulsions rectangulaires avec un rapport cyclique réglable entre 4 et 50 pour cent.

Deux fréquences sont produites à l'aide d'un chopper à thyristors : 100 et 400 Hertz.

Un transformateur incorporé permet de sélectionner 5 tensions entre 50 et 200 volts de crête en fonction de la conductivité de l'eau. L'intensité de crête peut atteindre 800 ampères.

Le prototype du générateur d'impulsions, baptisé *ALBATROS*, pèse 70 kg, et pourra être allégé d'une dizaine de kg dans sa version commerciale.

L'ALBATROS est conçu pour électrifier une épuisette ou un petit chalut (2,5 m d'ouverture transversale). Il existe, à cette fin, 2 branchements possibles à la sortie de l'appareil :
– une sortie «commande à distance» qui permet la commutation du courant à partir d'un minirupteur de sécurité fixé sur le manche de l'épuisette,
– une sortie «commande directe» qui court-circuite le minirupteur et permet l'emploi d'un long fil relié au chalut; cette commande peut également être utilisée dans la pêche à l'épuisette.

L'appareil est protégé contre les surcharges par un fusible et un disjoncteur électronique.

Pour la pêche à l'épuisette, l'anode est constituée d'un cercle tubulaire en acier inoxydable de 60 cm de diamètre (diamètre du tube : 2 cm) et la cathode d'une toile métallique galvanisée de 1,5 m^2 de superficie.

Pour la pêche au chalut, l'anode est formée par une gaine métallique souple (diamètre de la gaine : 1,5 cm) qui entoure la bouche du chalut et la cathode par la même toile que précédemment fixée sous le bateau.

MISE EN ROUTE ET FONCTIONNEMENT

La cathode est mise à l'eau à proximité du générateur si l'on pêche de la berge, ou attachée au bateau si on en utilise un; l'anode est également mise à l'eau à 2 ou 3 m de la cathode dans le cas de la pêche à l'épuisette.

– On commence par sélectionner la fréquence : 100 ou 400 Hz; la fréquence 100 Hz est plus tétanisante mais possède un rayon d'action plus étendu; 400 Hz est plus attractif et permet au poisson d'arriver plus près de l'anode (tabl. 1).

– On vérifie que les sélecteurs de tension et de rapport cyclique sont à leur position de valeur minimale.

– On commute le courant et on lit la valeur indiquée par l'ampèremètre; si celle-ci est inférieure à la valeur indiquée comme norme de fonctionnement, on élève le voltage jusqu'à ce qu'elle soit presque atteinte.

– On complète le réglage en manœuvrant le potentiomètre du rapport cyclique jusqu'à ce que la valeur de fonctionnement soit atteinte.

On peut ensuite pratiquer la pêche.

En mer, pour la pêche à l'épuisette, la tension sera de l'ordre de 110 Vc et le rapport cyclique de 10 pour cent. Pour la pêche au chalut les tensions et les rapports cycliques n'ont pas encore été déterminés.

PREMIERS ESSAIS SUR LE LITTORAL MARITIME

Le prototype *ALBATROS* vient d'être récemment achevé et l'on ne dispose encore que des résultats de 3 pêches de deux heures de durée chacune, effectuées dans la zone intertidale du littoral de la région de Guéthary.

La pêche a été pratiquée sur substrat rocheux, par eau claire, dans une profondeur comprise entre 0,5 et 1 mètre.

Le tableau 2 fait état des résultats.

Les poissons capturés ont été mis en observation pendant un mois au Musée de la Mer de Biarritz. S'il est apparu une certaine mortalité au cours de la première pêche, on peut l'attribuer à l'inexpérience de certains des opérateurs, car elle a cessé de se manifester au cours des deux suivantes.

Les analyses détaillées des captures semblent faire apparaître une certaine sélectivité en fonction des fréquences, certaines espèces se capturant mieux avec le

TABLEAU 2. Caractéristiques et résultats des 3 premières pêches sur le littoral maritime basque

	Nombre d'espèces capturées	Nombre d'individus capturés	Dimensions extrêmes (cm)	Principales espèces par ordre d'importance décroissante	Mortalité immédiate et différée (%)
1ère pêche Fréquence 100 Hz Rapport cyclique 10 % 110 Vc	17	153	4,5 - 36	Nombreuses crevettes (*Leander*)	100 Hz : 7,8 probablement imputable à une mauvaise manipulation
2ème pêche Fréquence 100 et 400 Hz Rapport cyclique 10 % 80 Vc (voltage minimal)	14	168	Non-mesurées	*Gobius* *Blennius* *Crenilabrus* *Scorpaena* *Labrus* *Gaidropsarus*	100 Hz : 2,2 400 Hz : 0
3ème pêche Fréquence 100 et 400 Hz Rapport cyclique 10 % 110 Vc	16	300	4-40		100 Hz : 0 400 Hz : 0

Observation : durée de chaque pêche : 2 heures, temps morts compris.

100 Hz, et d'autres avec le 400 Hz. Mais il est encore prématuré de conclure.

Les observations du comportement des poissons autour de l'anode ont montré que le rayon d'action du courant pouvait atteindre 2 m lorsque l'eau était peu profonde. Il semble qu'en eau plus profonde ce rayon soit plus réduit.

L'électrotaxie n'est pas très nette avec la majorité de ces espèces de roche, sédentaires et peu aptes à la nage, et l'on capture davantage les poissons immobilisés pat tétanie à une certaine distance de l'anode que par électrotaxie. Avec d'autres espèces, par contre, elle paraît bien meilleure : c'est le cas des motelles (*Gaidropsarus*).

Les prochains essais comporteront des mesures d'efficacité (marquages et recaptures) et porteront également sur le chalutage.

En matière de crustacés, il y a lieu de mentionner la très bonne électrotaxie des crevettes, ce qui confirme les résultats fréquemment obtenus dans les eaux saumâtres où la pêche était pratiquée avec le « *CORMORAN* » (tabl. 1).

Il est de même possible de capturer des crabes, qui sortent des roches sous l'effet du courant et sont immobilisés dans le voisinage de l'anode (*Portunus*).

POSSIBILITES D'UTILISATION

Littoral maritime rocheux

Les essais qui viennent d'être relatés montrent les possibilités dans ce biotope : inventaires de population, prélèvements d'échantillons, prélèvements d'espèces pour aquarium.

Littoral maritime sableux ou vaseux

Les mêmes possibilités sont offertes pour la capture des poissons plats, mais ce biotope devra être exploré davantage en chalutage que par pêche à l'épuisette.

Lagunes littorales, aquaculture

Grâce au *CORMORAN*, le Laboratoire de Méthodologie des Inventaires a déjà acquis une certaine expérience dans la pêche à l'électricité dans les lagunes : jusqu'à une conductivité de 10 000 µS/cm pour la pêche à l'épuisette et 3 000 µS/cm pour la pêche au chalut. L'*ALBATROS* permettra d'étendre la pêche à l'électricité aux lagunes plus salées : pêche à l'épuisette jusqu'à l'eau de mer et pêche au chalut jusqu'à des limites de conductivité qui devront être déterminées expérimentalement.

Les expériences conduites avec le *CORMORAN* ont montré que la capturabilité des espèces euryhalines était bonne : *Mugil, Dicentrarchus, Pleuronectes, Anguilla.*

Récifs coralliens

Les inventaires des récifs coralliens sont difficiles à conduire car, même si on utilise le poison, les poissons ont tendance à demeurer dans les interstices des coraux. Par rapport à ce que l'on obtient sur un littoral rocheux, le récif corallien devrait se montrer plus favorable à la capture des poissons à l'électricité.

En effet, lorsqu'on pêche à l'électricité dans un substrat rocheux, les poissons sont en général réfugiés sous les roches. Or, la roche est un matériau parfaitement isolant au point de vue électrique et le champ électrique se propage mal en dessous. Les madrépores sont au contraire poreux et par conséquent conducteurs du courant, et il devrait être relativement facile d'en faire sortir les poissons.

Il est également envisagé par le Laboratoire d'étudier la possibilité d'équiper un plongeur d'un dispositif de protection lui permettant de pêcher en eau profonde, ou tout au moins de mettre au point un dispositif permettant cette pêche.

CONCLUSIONS

A l'exception du chalut électrifié mis au point pour la capture des crevettes par KLINA (1968), où la tension utilisée n'excède pas quelques volts, (ce qui est d'ailleurs suffisant puisqu'il s'agit seulement de faire sortir les crevettes de la vase à quelques centimètres des électrodes), et des pompes à poissons électrifiés, tous les essais de pratiquer la pêche à l'électricité en mer ont été voués à l'échec.

L'*ALBATROS* est donc le premier appareil de pêche utilisable en mer comme on en utilise déjà dans les eaux douces et saumâtres, c'est-à-dire d'une manière simple et sans risque.

Cependant, la pêche dans les eaux douces possède ses limites qui tiennent essentiellement au rayon d'action du courant et à la possibilité que l'on a plus ou moins d'approcher suffisamment le poisson avant qu'il ne s'enfuie. Ces mêmes limites vont se retrouver en mer. Il est pour l'instant impossible de les cerner dans l'état de l'expérimentation, celle qui a été conduite jusqu'à présent étant trop fragmentaire.

Les résultats ont néanmoins montré que l'*ALBATROS*, dans son état actuel, était opérationnellement utilisable. Il importera dans l'avenir de les confirmer et de préciser les limites de l'appareil.

CRITERES TAXONOMIQUES EN CLASSIFICATION DES AGNATHES (1)

par

L.I. NOVITSKAYA (2)

Les Agnathes sont les Vertébrés les plus anciennement connus. On les rencontre à partir de l'Ordovicien moyen. Au paléozoïque inférieur et moyen ils habitaient dans les zones littorales marines et dans les eaux douces d'Europe, d'Asie et d'Amérique du Nord. En général, ils vivaient sur le fond et près du fond (Osteostraci et la plupart des Heterostraci) (fig. 1). Certains sont devenus pélagiques (certains Heterostraci), cependant qu'un groupe relativement restreint était nectonique (Anaspida). Au total les Agnathes représentent un groupe extrêmement diversifié et presque entièrement disparu.

Dans les classifications actuelles les Agnathes sont considérés comme une classe (ROMER, 1946; STENSIÖ, 1958; DENISON, 1964), une super-classe (BERG, 1955), ou une branche de Vertébrés taxonomiquement équivalente aux Gnathostomes (KIAER et HEINTZ, 1935; OBRUTCHEV, 1964). Malgré toute leur diversité, les Agnathes se subdivisent aisément en deux types morphologiques, les Cephalaspidomorphi avec le groupe typique Osteostraci (**Cephalaspidae**), et les Pteraspidomorphi avec le groupe typique Heterostraci (**Pteraspidae**) (fif. 1). Les Osteostraci sont des animaux benthiques aplatis dorsoventralement : leur bouclier céphalique dorsal comporte des orbites rapprochées l'une de l'autre, un orifice nasohypophysaire et des champs latéraux; il n'est pas subdivisé en plaques. La forme et la construction de la cuirasse chez les Heterostraci sont plus variées. Elle comprend un plus ou moins grand nombre de plaques, les orbites ne sont pas rapprochées (elles sont habituellement disposées sur les flancs de la cuirasse), les champs latéraux sont absents, de même que l'orifice nasohypophysai-

(1) Cet article a fait l'objet d'une communication lors du 2e Congrès européen des Ichthyologistes (Paris, septembre 1976)
(2) Institut de Paléontologie de l'Académie des Sciences de l'U.R.S.S.,, Moscou.

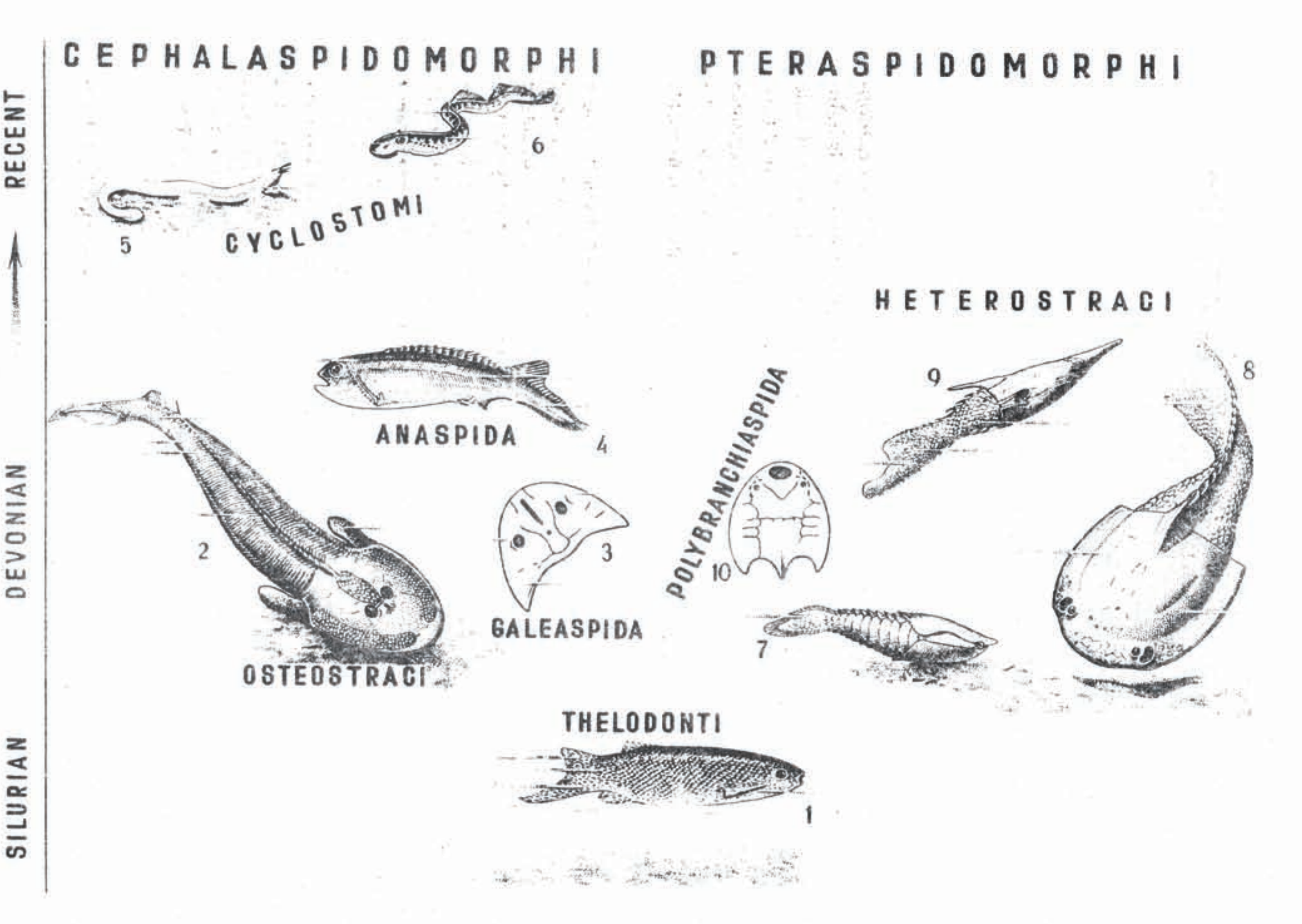


fig. 1 – Planche illustrant les principales subdivisions des Agnathes. Seules sont représentées certaines formes typiques :

1 - *Phlebolepis*, 2 - *Hemycyclaspis*, 3 - *Galeaspis*, 4 - *Pterygolepis*, 5 - *Eptatretus* (Myxinoïdae), 6 - *Petromyzon*, 7 - *Poraspis*, 8 - *Gabreyaspis*, 9 - *Pteraspis*, 10 - *Polybranchiaspis*. (7-9 - Heterostraci).

re. Ce dernier caractère, à savoir, la présence ou l'absence d'une narine impaire a été choisi par KIAER (1932) pour subdiviser les Agnathes en deux groupes essentiels, les Monorhina possédant une narine impaire, et les Diplorhina possédant des narines paires. KIAER a réuni dans le groupe des Monorhina les Ostéostraci et les Cyclostomes actuels et a rapporté au groupe des Diplorhina les Heterostraci et les Thelodonti. La subdivision des Agnathes d'après ce caractère est restée habituelle dans les classifications proposées plus tard (KIAER and HEINTZ, 1935; OBRUTCHEV, 1964; DENISON, 1964; LIU YUHAI, 1975). Cependant, la présence de la narine impaire ou paire est-il un critère valable pour subdiviser les Agnathes ? Dans tous les cas connus, les Osteostraci, les Anaspides et les Cyclostomi actuels possèdent en effet un sac nasal impair et une seule narine. Or, les données sur l'embryogénèse des Petromyzontides et des Myxinoïdes récents témoignent qu'il s'agit d'un caractère secondaire. Leur capsule nasale apparait comme un *primordium* pair et possède aux stades primaires du développement des orifices nasaux pairs correspondant aux *fenestra endonarhina* des Gnathostomes (NEUMAYER, 1938; DAMAS, 1944; SEVERTSOV, 1948; JOHNELS, 1948; STENSIO, 1968).

En donnant en 1932 aux Heterostraci (Pteraspidomorphi) le nom «Diplorhina», KIAER a souligné qu'ils possédaient des narines paires. La découverte d'échancrures paires dans la région préorbitale de *Poraspis* (KIAER and HEINTZ, 1935, pl. 26, fig. 1) confirme cette opinion. Les échancrures observées sur la partie ventrale du rostrum des **Pteraspidae** sont également considérées par certains auteurs comme des narines (TARLO, 1961; DENISON, 1970). Par contre et simultanément, il existe une autre interprétation de ces échancrures : STENSIÖ (1958, 1964, 1968) et JANVIER (1974) y voient les orifices qui livraient passage aux tentacules préoraux. En ce cas, la narine devait conduire au sinus prénasal s'ouvrant à l'extrémité antérieure de la tête et homologue du tube nasal des Myxinoïdes. Cette hypothèse n'a pas été largement retenue (TARLO, 1961; HEINTZ, 1962, 1963); OBRUTCHEV, 1964; NOVITSKAYA, 1973, 1974, 1975). Les empreintes paires à l'extrémité de la tête des Heterostraci (les traces du sinus prénasal d'après STENSIO) sont considérées par la plupart des chercheurs comme les traces des capsules nasales. Celles-ci ont été trouvées chez les **Cyathaspidae**, les **Amphiaspidae** et les **Pteraspidae** (KIAER and HEINTZ, 1935, pl. 11; DENISON, 1970, fig. 9; NOVITSKAYA, 1968, pl. 6, 1971, pl. 6, fig. B, 1973). Une partie des Heterostraci possédait indéniablement des narines externes (*Poraspis*). Il est fort probable que certains d'entre eux avaient des narines internes (OBRUTCHEV, 1964; LIU YUHAI, 1975). Mais il est important de souligner que parmi les Heterostraci existaient des formes à narines paires et des formes à narines impaires. Ainsi, certains **Amphiaspidae** sibériens ont des capsules nasales fusionnant antérieurement en un court conduit nasal commun (*Hibernaspis* : NOVITSKAYA, 1971). Où la narine s'ouvrait-elle ? Ce point n'est pas clair, mais ce qui importe est de savoir que, dans ce cas, elle n'était pas paire et que le

conduit nasal de *Hibernaspis* n'est pas homologue du tube nasal des Myxines (NOVITSKAYA, 1974, 1975). Visiblement l'état observé chez *Hibernaspis* est secondaire, tout comme chez les Cyclostomes récents. Cependant le fait de son existence chez les Agnathes paléozoïques signifie que la narine ne peut pas servir de critère valable pour leur subdivision en taxons supérieurs.

La structure des Heterostraci est fort variable et ne se limite pas à un type morphologique, cyclostomien ou gnathostomien. Ce fait enlève tout leur sens aux termes Diplorhina et Monorhina appliqués aux groupes ayant le rang de sous-classes ou classes. Leurs synonymes «Pteraspidomorphi» et «Cephalaspidomorphi» reflètent plus précisément et complètement le contenu morphologique de ces groupes. Cependant, il est clair que, s'agissant du groupe dans son ensemble, ce contenu n'est pas strictement limité aux deux seules formes-types «*Pteraspis*» et «*Cephalaspis*» introduites dans l'appellation des groupes.

Une telle non conformité entre les cadres étroits des types morphologiques et la morphologie des groupes est évidente dans de nombreux groupes paléontologiques. En Systématique, il n'est pas rare de rencontrer des cas où la subdivision de groupes de haut rang taxonomique, d'après un caractère donné s'est avérée non valable lorsque des études plus approfondies ont été faites.

Ce fut le cas, par exemple, des Amphibiens dont la classification se fonda pendant longtemps sur la morphologie des vertèbres. En paléoichtyologie la découverte de faunes absolument originales d'**Amphiaspidae** en Sibérie, de **Polybranchiaspidae** et de **Galéaspidae** en Chine nous conduisent à reconsidérer les caractères traditionnels d'après lesquels on distingue les Osteostraci et les Heterostraci. Les **Galéaspidae** (fig. 1) attribués aux Cephalaspidomorphi dans les systèmes actuels (TARLO, 1967; LIU YUHAI, 1975; JANVIER, 1975) ont des caractères des Osteostraci (bouclier céphalique non subdivisé, orifice nasohypophysaire) et des Heterostraci (orbites écartées l'une de l'autre, absence de champs latéraux). Par contre les **Polybranchiaspidae** (Pteraspidomorphi) possèdent certains des caractères importants des Osteostraci (appareil branchial). Par ailleurs les **Amphiaspidae** ont des praespiracula (comme les Osteostraci) et deux types d'appareils olfactifs.

Les exemples cités montrent un certain aspect conventionnel des unités taxonomiques dont la taille dépend pratiquement des caractères diagnostiques adoptés par l'un ou l'autre chercheur. Dans ces conditions, on doit constater que seule l'utilisation d'un ensemble de caractères définissant le groupe assez complètement permet d'arriver à un résultat plus ou moins objectif. Naturellement, plus le taxon est élevé, plus souvent on doit recourir au coefficient de variabilité. Le diagnostic y compris les caractères principaux, doit s'établir non pas d'après le schéma «il y a, il n'y a pas», mais selon le principe «certains possèdent» ou bien «généralement il y a», et inversement. Nous y sommes contraints par la décou-

verte de formes intermédiaires qui comblent graduellement l'écart entre les groupes typiques.

On comprend la composition des Cephalaspidomorphi et des Pteraspidomorphi d'une manière différente selon les divers systèmes. Mais indépendamment des variations mentionnées ci-dessus, la subdivision des Agnathes en ces deux groupes est, en règle générale, acceptée. Nous avons déjà dit que ces groupes sont évalués en sous-classes. En fait, on serait mieux fondé de les considérer comme des classes car leur volume et leur diversité morphologique sont comparables à ceux des classes de Poissons (Acanthodii, Placodermi, Chondrichthyes). Nous rangeons dans la classe Cephalaspidomorphi les sous-classes suivantes : Osteostraci, Galeaspida, Anaspida et Cyclostomi. Dans cette dernière sont réunis les **Petromyzontidae** et les myxines. Au sujet des myxines, il n'y a pas d'opinion universelle : d'habitude on les range, tout comme les **Petromyzontidae**, parmi les Cephalaspidomorphi (KIAER, 1932); ROMER, 1946; OBRUTCHEV, 1964; DENISON, 1964); mais dans les systèmes de STENSIÖ (1958, 1968) les **Petromyzontidae** sont rangés parmi les Cephalaspidomorphi et les Myxines parmi les Pteraspidomorphi (sous-classe Heterostraci). STENSIÖ voit dans les Heterostraci des Myxines à l'état primitif. Or, dans une série d'études que nous n'avons pas ici la possibilité d'examiner en détail, il est montré que les Heterostraci ne possèdent pas les spécialisations des Myxines (OBRUTCHEV, 1945, 1949; BALABAÏ, 1956; TARLO, 1961; HEINTZ, 1962; DENISON, 1964; NOVITSKAYA, 1973, 1974, 1975). D'autre part, les Myxines ont des caractères proches de ceux des **Petromyzontidae** avec lesquels ils ont apparemment des liens de parenté. Pour autant que les liens phylogénétiques entre les **Petromyzontidae** et les Cephalaspidomorphi ne suscitent aucun doute, nous plaçons les Cyclostomes récents dans ce groupe d'Agnathes.

Dans la classe des Pteraspidomorphi on range les Heterostraci et, dans certains systèmes, les Thelodonti (DENISON, 1964; OBRUTCHEV, 1964). Stensiö considère les Thelodonti comme un superordre taxonomiquement équivalent au superordre des Heterostraci (STENSIÖ, 1958). L'insuffisance de nos connaissances sur les Thelodontes qui ne sont pratiquement connus que par leurs écailles rend difficile la détermination de leur place dans le système des Agnathes. Probablement c'est un groupe composite auquel les Pteraspidomorphi et les Cephalaspidomorphi doivent leur origine (OBRUTCHEV, 1964). La microstructure des écailles étudiées à l'heure actuelle permet de ranger les Thelodontes parmi les Pteraspidomorphi (TALIMAA, 1976).

Il n'apparait pas justifié de déterminer le rang taxonomique des Heterostraci et des Thelodonti (Coelolepida) au-dessous des sous-classes. Il s'agit de grands groupes qui ont joué un rôle fort important dans la phylogénèse des Vertébrés. Les Heterostraci présentent des traits communs avec les poissons primitifs (Elasmobranchii) et ont apparemment donné naissance aux Gnathostomes. Tout cela permet de les évaluer comme une sous-classe.

La fragmentarité du matériel fossile limite considérablement le nombre des caractères diagnostiques. De là les difficultés rencontrées dans l'élaboration des classifications détaillées. La tâche est encore compliquée du fait que les caractères utilisés pour la classification du matériel paléontologique sont d'une tout autre nature que ceux utilisés pour classer les Agnathes actuels. Les genres et les espèces de Petromyzontides se distinguent par le nombre de dents sur la plaque supraorale et par leur morphologie (FONTAINE, 1958; SOKOLOV *in* LÉBÉDEV *et al.*, 1969). Appliquée aux Myxines la formule dentaire s'est trouvée inutilisable (STRAHAN, 1975). Leurs espèces (en particulier les Polybranchiates) sont classées d'après un ensemble de caractères, tels que les proportions du corps, la morphologie de l'appareil branchial, etc. Chez les Agnathes fossiles les plaques orales se conservent très rarement. C'est une des raisons qui ne permet pas de les utiliser dans une diagnose. La classification des groupes fossiles est fondée sur la morphologie de la cuirasse dont les caractères permettent de juger le degré de parenté des échantillons.

Pour subdiviser les Heterostraci en grands taxons, ordres (selon OBRUTCHEV, 1964) et familles (selon DENISON, 1964), on prend en considération l'ensemble des caractères peu adaptifs qui reflètent, essentiellement, les grands étapes de l'évolution des Heterostraci. Cet ensemble comprend le degré de différenciation de la cuirasse en plaques, sa microstructure, le type de système sensoriel et d'ornement. Comme nous l'avons dit, étant donné la signification phylogénétique des Heterostraci, il serait vraisemblablement plus juste de considérer ces subdivisions comme des ordres.

Pour la subdivision en familles un ensemble de caractères statistiques et dynamiques peut être utilisé. Les premiers sont applicables aux groupes monotypiques, par exemple, à l'ordre et à la famille des **Cardipeltidae** formés par le seul genre *Cardipeltis*, ou encore aux groupes, qui sont restés stables dans leurs caractères généraux tout au long de leur existence connue. L'exemple peut en être fourni par les familles **Tolypelepidae**, **Poraspidae**, **Cyathaspidae**, **Ctenaspidae** dans l'ordre des Cyathaspiformes. Les caractères dynamiques ont été utilisés dans les diagnoses des familles de l'ordre des Amphiaspiformes (NOVITSKAYA, 1968, 1971). C'est par exemple la formation du tube oral dans la famille des **Eglonaspidae**, la modification de la morphologie des *tesserae*, de la forme et de la construction de la cuirasse dans la famille des **Olbiaspidae**.

L'état de conservation des échantillons paléontologiques empêche généralement l'utilisation de la biométrie à laquelle on fait largement appel en ichtyologie. Cette méthode n'est pratiquement utilisable que chez les **Cyathaspidae** pour autant qu'ils possèdent un petit disque rostro-dorsal monolithe qui se conserve fréquemment intact. Dans les autres groupes la destruction des bords et la déformation des disques ôtent aux mensurations la précision nécessaire à une bonne diagnose. Les rares découvertes d'exemplaires intacts n'y changent rien, car, pour

mettre en évidence l'amplitude des variations, il faut traiter statistiquement un abondant matériel. Par cette raison la méthode biométrique n'est pratiquement pas applicable dans la classification des Heterostraci dont la cuirasse est relativement fragile ou dont les plaques se détachent facilement les unes des autres (Amphiaspiformes, Pteraspiformes). D'habitude l'établissement des genres dans ces groupes est fondé sur l'ensemble des traits suivants : forme générale de la cuirasse, forme des plaques et leurs relations, ornementation, singularités du système sensoriel, etc.

L'élaboration des classifications pour des groupes hautement adaptifs soulève de grandes difficultés et discordances. Les choses s'aggravent encore lorsque les liens phylogénétiques dans le groupe sont masqués par la ressemblance de certains caractères convergents, acquis parallèlement. Les **Pteraspidae** nous en offrent l'exemple.

Actuellement, il existe plusieurs classifications des **Pteraspidae**. Certaines d'entre elles sont fondées sur l'ensemble des caractères qui donnent une description complète de la cuirasse (TARLO, 1961; OBRUTCHEV, 1964; NOVITSKAYA, 1975), les autres sont fondées sur des caractères isolés, notamment sur la morphologie de la face ventrale du *rostrum* (STENSIÖ, 1958, 1964) et sur la région branchiale (DENISON, 1967, 1970).

Un essai de détermination des caractères d'après des matériaux podoliens (environ 400 restes investigués) a montré ce qui suit. De menus éléments de la face ventrale du *rostrum* (lamelle ascendante, angles préorogoniaux, etc.) et son ornementation se conservent très rarement à l'état fossile, ce qui n'est pas conforme aux exigences requises pour des caractères principaux. Nous ne connaissons pratiquement rien de la variabilité des éléments morphologiques précités. Les reconstitutions connues de la face ventrale du *rostrum* (STENSIÖ, 1958, 1964) sont fondées sur des exemplaires uniques et ne donnent aucune notion sur les limites de variabilité au sein des espèces et, d'autant plus, au sein des genres. Le matériel de Podolie montre que l'ornementation du *rostrum* peut varier si largement qu'elle peut être identique chez des espèces appartenant à des genres différents. Ainsi donc, on considérait jusqu'à présent que le champ préoral chez *Pteraspis* était orné de tubercules (WHITE, 1935; TARLO, 1961; OBRUTCHEV, 1964; DENISON, 1970). Or, chez *Pteraspis kneri*, dont l'ornementation était inconnue, on a récemment trouvé qu'elle était formée par de fines rides de dentine (exempl. TAGI 997). Des rides analogues sont également trouvées sur la face ventrale du *rostrum* de *Podolaspis* (exempl. PIN n° 3592/31). Ces exemples ne signifient pas que les petits éléments de la face ventrale du *rostrum* (l'ornementation y compris) ne sauraient avoir de signification importante sur le plan de la systématique. Toutefois ils ne peuvent servir de critère valable du fait même qu'ils sont peu étudiés.

La structure de la région branchiale des Pteraspidae est déterminée par leur mode de vie (NOVITSKAYA, 1975a). Chez les animaux benthopélagiques et pélagiques, la région branchiale est semblable. Par exemple, chez *Pteraspis, Mylopteraspis, Parapteraspis*, les orifices branchiaux sont disposés au tiers postérieur de la cuirasse, latéralement, entre les plaques branchiales et cornuales. Une plus grande diversité dans la structure de la région branchiale s'observe chez les **Pteraspidae** benthiques : *Protaspis, Lampraspis, Oreaspis* nord-américains (DENISON, 1967, 1970) et *Europrotaspis*. Ceci permet d'utiliser la région branchiale dans la systématique des **Pteraspidae** benthiques, comme l'a fait DENISON (1967, 1970). Cependant la classification de tous les **Pteraspidae** selon ce caractère ne peut aboutir qu'à une classification écologique.

Ceci dit, construire un système phylogénétique n'apparaît possible qu'en se basant sur l'ensemble des caractères descriptifs de la cuirasse. Notamment, sa forme générale, la morphologie du *rostrum*, la ceinture orbito-pinéale, les particularités de l'ornementation. Dans cet ensemble, la structure de la ceinture orbito-pinéale représente, sans doute, l'un des caractères principaux. Cette partie de l'exosquelette des **Pteraspidae** est la plus stable. Par cette raison la morphologie comparée des ceintures orbito-pinéales peut présenter un indice valable de parenté au niveau des genres. Les espèces appartenant au même genre possèdent un seul type de ceinture orbito-pinéale. La diversité de ces dernières chez les **Pteraspidae** peut être réduite à quelques types. Certains d'entre eux ont été établis sur le matériel podolien (fig. 2). Les différents types de ceintures orbito-pinéales reflètent le processus de différenciation de la cuirasse depuis les **Cyathaspidae** (*Protopteraspis*) jusqu'aux **Pteraspidae** tardifs à ceinture de contact (*Pteraspis, Althaspis, Protaspides*). Selon toute probabilité, la ceinture de contact est à l'origine de l'évolution ultérieure de la cuirasse vers le stade psammosteidien. L'évolution de la région orbito-pinéale peut être exprimée selon le schéma de la figure 3.

En conclusion, nous voudrions souligner que prendre un caractère, quel qu'il soit, ceinture orbito-pinéale comprise, pour unique critère de diagnose, n'est valable que si des caractères convergents ne se manifestent pas ou que l'on ne découvre pas de formes intermédiaires.

Seule la prise en considération de l'ensemble des caractères principaux offre un garant de stabilité de la classification.

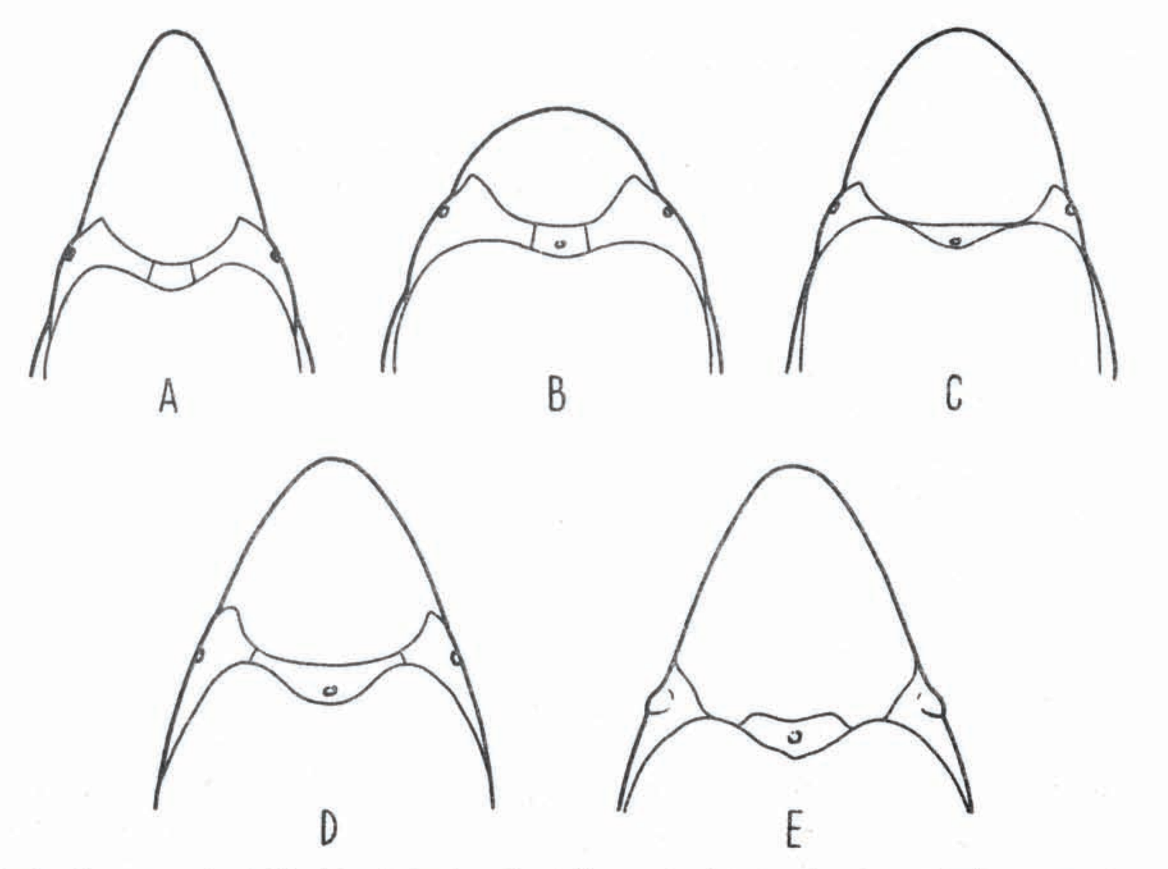


fig. 2 – Etapes successives de l'évolution de la cuirasse depuis l'état cyathaspidien jusqu'aux Pteraspidae à ceinture orbito-pinéale de contact, puis aux Drepanaspidae.

A - Cyathaspidae du type *Archegonaspis*, B - *Protopterasps*, C - *Podolaspis*, D - *Zascinaspis*, E - *Europrotaspis*, F - Stade intermédiaire hypothétique se situant entre Protaspidae et les Drepanaspidae primitifs, G - *Drepanaspis*.

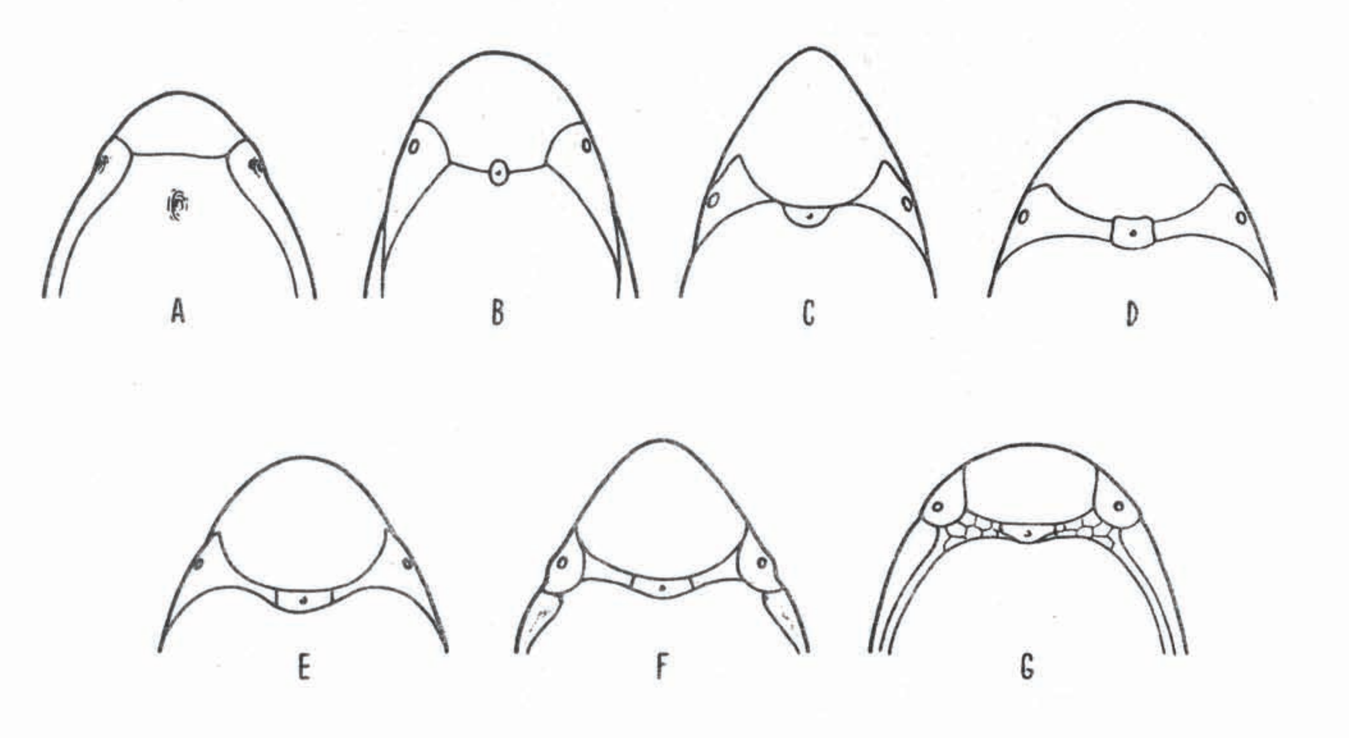


fig. 3 – Types de ceintures orbito-pinéales chez les Pteraspidae Podoliens :
A - *Pteraspis*, B - *Zascinaspis*, C - *Podolaspis*, D - *Mylopteraspis*, E - *Parapteraspis*.

REFERENCES

BALABAÏ P.P., 1956. – On the phylogeny of the Agnatha.*Zool. Journ.*, Moscow, 35 : 874-890 (Russian).

BERG L.S., 1955. – Classification of Fishes, both recent and fossil. ***Trav. Inst. Zool. Acad.*** *Sci. U.R.S.S.*, t. 20, 2e éd., 286 p. (en russe).

DAMAS H., 1944. – Recherches sur le développement de ***Lampetra fluviatilis*** L., ***Arch. de*** *Biol.*, 55 : 1 - 281.

DENISON R., 1964. – The Cyathaspididae a family of silurian and devonian jawless vertebrates. *Fieldiana*, geol., 13, (5) : 309 - 473.

– 1967. – A new *Protaspis* from the Devonian of Utah, with notes on the classification of Pteraspididae. *J. Linn. Soc.* (Zool.), 47 (311) : 31 - 37.

– 1970. Revised classification of Pteraspididae with description of new forms from Wyoming. *Fieldiana*, geol., 20 (1) : 1 - 41.

FONTAINE M., 1958. – Formes actuelles des Cyclostomes. *In* : Traité de Zool., t.13, fasc. 1. Paris, p. 153 - 163.

HEINTZ A.E., 1962. – Les organes olfactifs des Heterostraci. ***Problèmes actuels de Paléontol.***, (104 : 13 - 29.

– 1963. – Phylogenetic aspects of Myxinoids. *In* : The biology of Myxine. Oslo, p. 9 - 21.

JANVIER Ph., 1974. – The structure of the Naso-hypophysial Complex and the Mouth in Fossil and Extant Cyclostomes, with Remarks on Amphiaspiforms. ***Zoologica*** *Scripta*, 3 : 193 - 200.

– 1975. – Anatomie et position systématique des Galéaspides (Vertebrata, Cyclostomata), Céphalaspidomorphes du Dévonien inférieur du Yunnan (Chine). ***Bull.*** *Mus. nat. hist. natur.*, Sci. terre., (41) : 1 - 16.

JOHNELS A., 1948. – On the development and morphology of the skeleton of the head of Petromyzon. *Acta Zool.*, 29.

KIAER J., 1932. – The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen.4. Suborder Cyathaspida. *Skrift. Svalbard Ishavet*, 52 : 1 - 26.

KIAER J. and HEINTZ A., 1935. – The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen.5. Suborder Cyathaspida, Pt.1. *Skrift. Svalbard Ishavet*, 40 : 1 - 139.

LÉBÉDEV V.D., SPANOWSKAYA V.D., SAVVAÏTOVA K.A., SOKOLOV L.J., TCEPKINE E.A., 1969. Poissons de l'U.R.S.S., Ed. «Pensée», Moscou, p. 27-37.

LIU YUHAI, 1975. – Lower Dewonian agnathans of Yunnan and Sichuan. Vertebr.palasiat., 13 (4) : 202 - 216.

NEUMAYER L., 1938. – Die Entwicklung des Kopfskelettes von ***Bdellostoma. Arch. Ital.*** *Anat. Embryol.*, 40 : 1 - 222.

NOVITSKAYA L., 1968. – Nouveaux Amphiaspides (Heterostraci) du Dévonien inférieur de la Sibérie et classification des Amphiaspidiformes. *In* : Aperçus sur la phylogénie et la systématique des poissons fossiles et des Agnatha, p. 43 - 62 (en russe).

– 1971. – Les Amphiaspides (Heterostraci) du Dévonien de la Sibérie. ***Cahiers de*** *Paléont.*, Paris : 1 - 127.

– 1973. – La région rostro-nasale des Heterostraci. ***Rapp. Acad. Sci. U.R.S.S.***, 209 (5) : 1235 - 1238 (en russe).

– 1974. – Sur l'encéphale et les nerfs craniens des Heterostraci (Agnatha). ***Paléontol.*** *Journ.*, (2) : 95 - 109 (en russe).

1975a. – La révision des Ptéraspides du Dévonien de la Podolie. *Paléontol. Journ.*, (4) : 72 - 85 (en russe).

– 1975b. – Sur la structure interne et les liens phylogénétiques des Hétérostraci. *In* : Problèmes Actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés). Colloque international C.N.R.S., N° 218, Paris, p. 31 - 40.

OBRUTCHEV D.V., 1945. – On the evolution of the Agnatha. *Zool. Journ.*, 24 (5) : 257 - 272 (en russe).

– 1949. – On the origin of the Cyclostomes. *Trav. Inst. Pal. Acad. Sci. U.R.S.S.*, 20 : 141 - 149 (en russe).

– 1964. – Branche Agnatha. *In* : «Fundamentals of Palaeontology. Agnathous, Fishes». Moscou, Éd. «Science», p. 34 - 117 (en russe).

ROMER A.S., 1946. – Vertebrate Paleontology. The University of Chicago press. Chicago. Illinois, p. 23 - 37, 573 - 574.

SEVERTSOV A.N., 1948. – Recherches sur l'évolution des Vertébrés inférieurs. Œuvres vol. 4, Éd. Acad. Sci. U.R.S.S., p. 7 - 198, Moscou - Léningrad.

STENSIÖ E., 1958. Les Cyclostomes fossiles ou ostracodernes. Traité de Zool., t. 13, fasc. 1, Paris, p. 173 - 426.

– 1964. – Les Cyclostomes fossiles ou ostracodernes. Traité de Paléontol., t. 4, vol. 1, Paris, p. 96 -385.

– 1968. – The Cyclostomes with special reference to the diphyletic origin of the Petromyzontida and Myxinoidea. *In* : Current problems of lower vertebrate phylogeny. *Proc. Nobel. Sympos.*, 4. Stockholm, p. 13 - 71.

STRAHAN R., 1975. – *Eptatretus longipinnis*, n. sp., a new Hagfish (Family Eptatretidae) from South Australia, with a key to the 5-7 Gilled Eptatretidae. *Australian Zoologist*, 18 (3) : 137 - 148.

TALIMAA V.N., 1976. – Les Thélodontes du Silurien et du Dévonien de l'U.R.S.S. et du Spitsberg . Thèse, Moscou, p. 1 - 40 (en russe).

TARLO L.B., 1961. – *Rhinopteraspis cornubica* (McCoy) with notes on the classification and evolution of the pteraspids. *Acta Palaeontol. Polonica*, 4 (4) : 367 - 400.

– 1967. – Agnatha. Fossil Rec. Symp. Doc. London, p. 629 - 636.

WHITE E.I., 1935. – The Ostracoderm *Pteraspis* Kner and the relationships of the agnathous vertebrates. *Trans. Roy. Soc. Phil. London*, ser. B, 225 (527) : 381 - 457.